

НЕРВНАЯ СИСТЕМА UDONELLA CALIGORUM JOHNSTON (TURBELLARIA, UDONELLIDA)

А. П. Пуговкин, Ю. С. Миничев, Т. А. Тимофеева

Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ
и Мурманский морской биологический институт Кольского филиала АН СССР,
Дальние Зеленцы

Описана анатомия нервной системы паразитической турбеллярии *Udonella caligorum*. Проведено сравнение нервных систем *Udonellida* и *Temnocephalida*.

В последние годы интенсивно разрабатываются вопросы филогении и систематики плоских червей. Особое внимание привлекают паразитические формы, входящие в состав небольших по объему, но высокого таксономического ранга групп — *Aspidogastrea*, *Udonellida*, *Temnocephalida*, *Amphilinidea* и др. (Иванов, 1952; Быховский, 1957; Joyeux et Baer, 1961; Llewellyn, 1965; Дубинина, 1974; Тимофеева, 1975; и др.). Первостепенное значение для выяснения связей между отдельными филогенетическими стволами имеют особенности строения нервной системы (Котикова, 1971). К сожалению, эта система изучена у паразитических червей далеко недостаточно. В частности, практически не известно ее строение у представителей весьма интересной группы — *Udonellida*. Иванов (1952), описывая нервную систему *Udonella caligorum*, приводит краткое описание головного мозга и пары вентро-латеральных стволов, связанных на заднем конце тела широкой волокнистой комиссурой. Приведенные ниже данные представляют собой более полное описание анатомии нервной системы этого вида.

Материалом для исследования послужили черви, собранные летом 1974 г. на Баренцевом море (в районе ММБИ, Дальние Зеленцы) с копеподы *Caligus* sp., паразитирующей на атлантической треске. Нервная система изучалась на тотальных препаратах, обработанных гистохимическим методом, позволяющим обнаружить холинэстеразу (Котикова, 1967). Топографически не искаженные картины нервной системы получены при изучении препаратов, не обработанных раствором сульфида аммония. Применение метиленового синего не дало значительных результатов, однако подтвердило обнаруженную гистохимическим методом малочисленность нервных клеток.

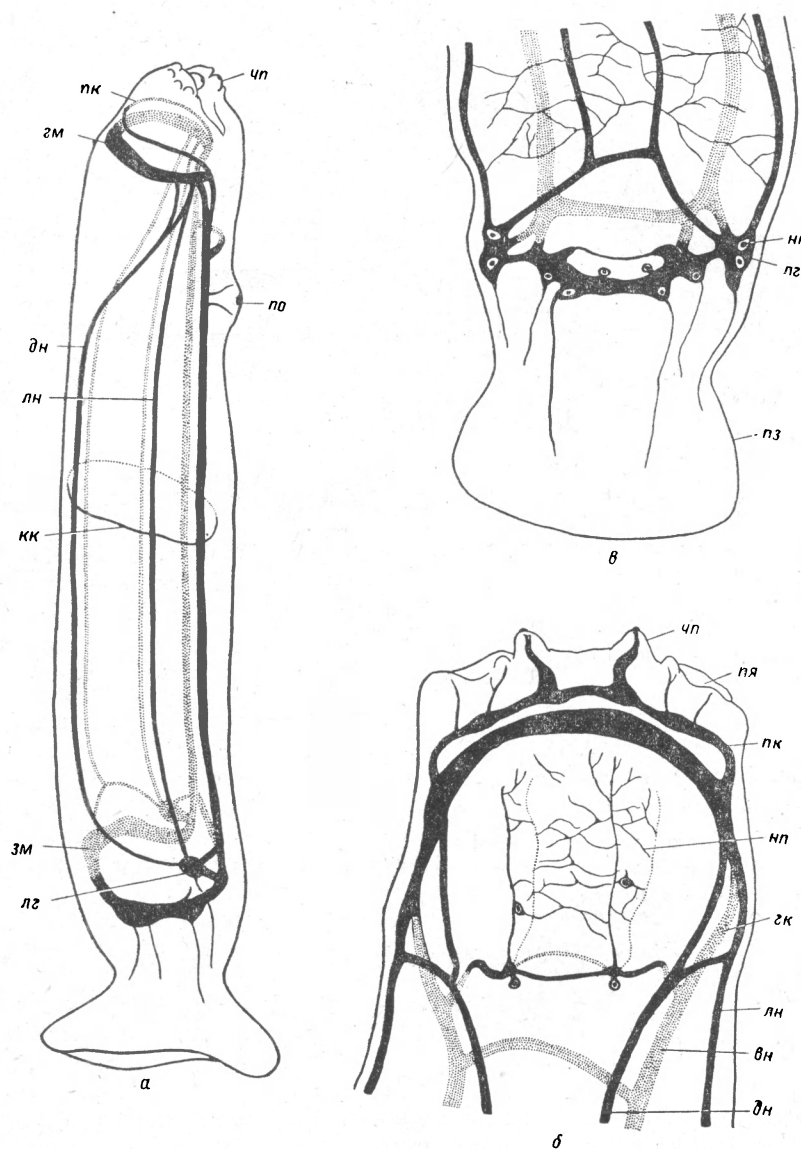
Авторы выражают благодарность дирекции Мурманского морского биологического института, способствовавшей получению материала.

СТРОЕНИЕ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ UDONELLA CALIGORUM

Нервная система *U. caligorum* представлена (см. рисунок) головным мозгом, предмозговой комиссурой, 3 парами продольных стволов, связанных комиссурами, и диффузным нервным плексусом.

Головной мозг расположен дорсально над передним концом глотки в виде округлого на разрезе и вытянутого в поперечном направлении нервного тяжа. Его латеральные участки несколько утолщены; от них берут

начало довольно тонкая предмозговая комиссура и продольные стволы. Предмозговая комиссура проходит параллельно мозгу и имеет несколько утолщений. Медианный отдел комиссуры посылает вперед два хорошо выраженных нерва, которые иннервируют пару чувствительных папилл



Нервная система *Udonella caligorum*.

а — схема строения, б — передний отдел, в — задний отдел, вн — вентральный ствол, гк — глоточная комиссура, гм — головной мозг, дн — дорсальный ствол, зм — «задний мозг», кк — кольцевая комиссура, лг — латеральный ганглий, лн — латеральный ствол, нк — нервная клетка, нп — нервный плексус, пз — задний прикрепительный орган, пак — предмозговая комиссура, по — половое отверстие, пя — передняя прикрепительная ямка, чп — чувствительная папилла.

на переднем конце тела. Наличие особых нервов, состоящих из нескольких волокон, в этих папиллах было отмечено уже Ван дер Ландом (Van der Land, 1967). От латеральных участков комиссуры отходят по 2—3 тонких нерва, иннервирующих футляры передних прикрепительных органов.

Из 3 пар продольных нервных стволов наибольшей мощности достигают вентральные; латеральные и дорсальные значительно тоньше. Все стволы берут начало от латеральных участков мозга. Вентральные стволы начинаются каждый двумя корешками, причем один из корешков связан

скорее с предмозговой комиссурой, нежели собственно с мозгом; следует отметить, что двойные корешки были обнаружены только на «непроявленных» препаратах, не обработанных сульфидом аммония. Латеральные стволы начинаются или непосредственно от мозга или от вентральных стволов (различно у разных экземпляров). Дорсальные стволы расположены вдоль медианной области спины, но в переднем отделе тела резко изгибаются в вентральном направлении и самостоятельными корешками объединяются с мозгом и латеральными стволами.

Вентральные стволы иннервируют глотку и передний отдел полового аппарата. Отходя от внутренних корешков вентральных стволов, глоточные нервы объединяются друг с другом, образуя при этом замкнутое кольцо вокруг заднего отдела глотки. В области перехода нервов в окологлоточное кольцо располагаются 2 пары нервных клеток, причем одна пара находится в толще нерва, а другая пара униполярных нейронов как бы подвешена к нему. От этой «нейрональной» области глоточного кольца отходят вперед две пары нервов — вентральные и дорсальные. Эти нервы расположены в мускульном слое стенки глотки и связаны между собой густым, неправильной формы нервным плексусом. Дорсальным нервам принадлежит пара мультиполярных нейронов, один из отростков которых связан с нервом, а другие, утончаясь, исчезают в толще мускулатуры глотки. Эти нейроны обнаруживаются и при окраске метиленовым синим и с помощью реакции на холинэстеразу. Весь глоточный отдел нервной системы, таким образом, включает в себя три пары нервных клеток.

Сразу же позади глотки вентральные нервные стволы объединяются нервной комиссурой, а несколько далее посылают парные нервы в область полового отверстия. Детально характер иннервации полового аппарата изучить не удалось; по-видимому, «половые» нервы кольцом окружают область полового отверстия и дают ответвления к начальным отделам половых органов.

Продольные стволы не распространяются до заднего конца тела, но на некотором расстоянии от заднего прикрепительного органа вливаются в сложную систему поперечных и полукольцевых комиссур. Вентральные стволы на заднем конце объединяются короткой вентральной комиссурой, а затем очень мощным нервным тяжем, который, дугообразно изгибаясь, заходит на дорсальную сторону тела. Эта полукольцевая комиссура условно может быть названа задним мозгом из-за ее значительной толщины, наличия на ней вздутый, содержащих нервные клетки, и прямых связей со всеми продольными стволами. От области объединения вентральных стволов с полукольцевой комиссурой отходят короткие комиссуры, которые почти сразу же вливаются в неправильной формы латеральные «ганглии», содержащие нервные клетки и связанные с латеральными стволами, а также при помощи особой дорсальной комиссуры и между собой; с этой тонкой дорсальной комиссурой объединяются дорсальные продольные стволы. Латеральные ганглии связаны непосредственно и с вентральными стволами при помощи коротких нервных тяжей. Таким образом, задний отдел нервной системы образует весьма характерный комплекс комиссур, окружающих задний отдел кишечника.

Как уже отмечалось, задний мозг имеет неправильную конфигурацию, что обусловлено наличием у него передних и задних утолщений, содержащих тела нейронов. Особенно выделяется пара передних медианных утолщений, которые как бы подвешены к мозгу с помощью суженных оснований; эти утолщения содержат 1—2 крупные нервные клетки. Несколько латеральнее располагаются сходные утолщения, связанные между собой очень нежной, содержащей, по-видимому, одиночные нервные волокна, комиссурой; нервные клетки в них не обнаружены. Две пары конусовидных вздутий на задней поверхности мозга содержат крупные нервные клетки; по-видимому, в каждом имеется по одному нейрону. Пара нервных клеток располагается также в каждом латеральном ганглии. Не исключено, что все нервные клетки униполярны; их диаметр 15—20 мкм.

Только что описанная система комиссур обеспечивает иннервацию заднего отдела тела. Три пары нервов отходят от конусовидных вздутий заднего мозга; латеральные ганглии посылают в заднем направлении по одному нерву. На некоторых препаратах были обнаружены нервы, отходящие от короткой вентральной комиссуры, объединяющей вентральные стволы. Следует отметить, что все эти нервы очень тонки, образованы несколькими волокнами и большинство из них, утончаясь, исчезает в задней области тела, не достигая прикрепительного органа.

Почти по всему телу распространен нервный плексус; по-видимому, он отсутствует лишь в головном районе и за областью заднего мозга. Волокна плексуса образуют в некоторых участках более густые сплетения, однако эти сгущения непостоянны и могут отсутствовать у отдельных особей. Иногда волокна располагаются более или менее правильно, образуя тонкие комиссуры (также непостоянные), объединяющие разноименные пары продольных стволы; однако в средней части тела, на уровне переднего отдела семенника, из нервного сплетения дифференцируются более толстые комиссуры, которые, соединяясь друг с другом, формируют кольцевую комиссуру. Эта комиссура имеется у всех изученных взрослых особей. У только что вылупившихся из яиц молодых неполовозрелых особей кольцевая комиссура не обнаружена, что может свидетельствовать о ее вторичном формировании в онтогенезе из недифференцированного нервного плексуса.

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ UDONELLIDA

В настоящее время известно 2 достоверных вида удонеллид — *Udonella caligorum* и *U. papillifera* (см. Sproston, 1946; Иванов, 1952; Van der Land, 1967). Описаны также и другие роды и виды, но самостоятельность их вызывает сомнения.

Организация *U. caligorum* была очень детально изучена Ивановым (1952), который убедительно показал невозможность отнесения этого вида к моногенетическим сосальщикам. Однако многие авторы до настоящего времени продолжают включать его в *Monogenea* (Yamaguti, 1958; Baer et Euzet, 1961; Causey, 1961; Llewellyn, 1965; Schell, 1972, и др.).

Весьма любопытно мнение Ван дер Ланда (Van der Land, 1967) о систематическом положении *Udonellida*. С одной стороны, он признает резкие отличия этой группы от моногеней, но с другой — считает более целесообразным включать «мелкие aberrantные группы в тот же класс. . . с которым они наиболее тесно связаны» (стр. 79). Эта весьма эклективная точка зрения свойственна вообще большинству зарубежных паразитологов, полностью не оценивших таксономическое значение особого отдела тела — церкомера. Включение Ван дер Ландом удонеллид в состав моногеней в качестве самостоятельного подкласса не только не подкрепляется фактическим материалом, но и противоречит логике филогенетических исследований.

Несомненно, удонеллиды не имеют прямых родственных связей с моногенеями. Отмеченное уже Быховским и Ивановым (см.: Иванов, 1952) отсутствие хитиноидных крючков у личинок подтверждено нами изучением эмбрионов (извлеченных из яиц) на всех стадиях развития с помощью фазо-контрастного устройства и темного поля. С другой стороны, удонеллиды не имеют принципиальных отличий от турбеллярий. Учитывая это обстоятельство, Иванов включает удонеллид в состав *Turbellaria* в качестве самостоятельного отряда (см.: Иванов и Мамкаев, 1973).

Изучение нервного аппарата *U. caligorum* подтверждает мнение Иванова о близости удонеллид с *Neorhabdocoela* и *Temnocephalida*, о возможности включения их в состав *Monogenea*. Действительно, один из характерных признаков моногеней — отсутствие (за исключением резко специализированных форм) упорядоченных кольцевых комиссур, придающих нервному аппарату вид типичного ортогона (Котикова, 1971). В этом отношении *Udonella* (как, впрочем, и *Trematoda*) отличается от

моногогенетических сосальщиков. Другая особенность нервной системы *U. caligorum* — наличие задних полукольцевых комиссур, повторяющих форму прикрепительного органа, — также, за редким исключением, не свойственна моногенетам, у которых присоска иннервируется особыми нервами непосредственно от продольных нервных стволов. С другой стороны, система специальных кольцевых нервных образований в прикрепительном органе характерна для *Temnocephalida* (Merton, 1914).

Наши данные позволяют говорить о принципиальном сходстве нервных аппаратов *Udonellida* и *Temnocephalida*. Это сходство касается как общего плана строения, так и специфических особенностей иннервации отдельных органов. Центральные отделы идентичны в обеих группах; у их представителей имеются: поперечно расположенный головной мозг; предмозговая комиссура, иннервирующая щупальца или прикрепительные органы; три пары продольных стволов, из которых наиболее развиты вентральные; поперечные комиссуры, связывающие отдельные продольные стволы; густой нервный плексус. *Temnocephala rouxii* обладает многочисленными нервами, идущими вперед от мозга и предмозговой комиссуры (Merton, 1914), однако у других видов, например у *T. chilensis* и *T. fasciata* (Haswell, 1893; Waske, 1903), передний конец тела имеет сходную с *Udonella* иннервацию.

Задняя мозговая комиссура, характерная для *Udonella*, отсутствует, по-видимому, у *Temnocephalida*. Однако при сравнении этих групп несравненно большее значение приобретает другая особенность — слабая иннервация заднего прикрепительного органа. Эту особенность темноцефалид уже отметил Иванов (1952). У удонеллид все нервные стволы заканчиваются на значительном удалении от «присоски». Каково значение заднего мозга *Udonella* — остается не вполне ясным; возможно, он служит (наряду с иннервацией заднего прикрепительного органа) и для иннервации средней кишки, с которой он тесно связан топографически, однако прямые доказательства этого предположения отсутствуют. Следует также отметить, что у *Temnocephala rouxii* имеется в середине тела мощная, по-видимому, кольцевая комиссура, аналогичная таковой *Udonella*.

Особое значение при сравнении *Temnocephalida* и *Udonellida* имеет весьма своеобразная гистологическая особенность их нервного аппарата — постоянство клеточного состава. Примененные нами методики не позволили изучить архитектуру головного мозга *U. caligorum*. По данным Иванова (1952), в этом отделе находятся многочисленные нервные клетки; сходное количество нейронов отмечено и в мозгу темноцефалид (Merton, 1914). Однако в других отделах нервного аппарата представителей обеих групп имеются лишь одиночные нервные клетки. Кроме уже отмеченных нейронов, имеющих строго постоянное расположение, *U. caligorum* обладает несколькими нейронами и в продольных нервных стволах; они также строго локализованы. У темноцефалид наблюдаются сходные отношения; по данным Мертона, у *T. rouxii* имеется только пара нейронов в продольных вентральных стволах. Точное пространственное расположение отдельных, немногочисленных клеток наблюдается у представителей обеих групп в паренхиме, протонефридиях, мускулатуре и, вероятно, в других тканях и органах.

Проводя сравнительный анализ организации *Udonellida*, *Temnocephalida* и *Neorhabdocoela*, мы не можем выделить признаки, достаточно резко разграничивающие эти группы. Наибольшими отличиями обладают удонеллиды в строении выделительной системы, включающей, в частности, крупные экскреторные клетки — паранефроциты; каждая клетка имеет два отводящих канала, один из них связывает паранефроцит с главным протонефридиальным стволом, а другой (снабженный пучком жгутиков) — с наружной средой (Иванов, 1952). Связи паранефроцитов с наружной средой с помощью вторичных каналов не обнаружены у представителей *Temnocephalida*. Если в дальнейшем они будут найдены, то это могло бы свидетельствовать о прямых родственных связях этой группы с *Udonellida*.

Окончательно вопрос о систематическом положении *Udonellida* и *Temnocephalida* может быть решен после детального исследования таких темноцефалид, как *Didymorchis*, *Monodiscus* и т. д. Эти формы, характеризующиеся терминальным прикрепительным органом, отсутствием щупалец или, наоборот, наличием двух сократимых и снабженных особыми железами щупалец (сравнимых с передними прикрепительными органами *Udonella*) представляют собой как бы промежуточные звенья между *Udonellida*, *Temnocephalida* и *Neorhabdocoela*.

Л и т е р а т у р а

- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—507.
- Дубинина М. Н. 1974. Развитие *Amphilina foliacea* (Rud.) на всех фазах жизненного цикла и положение *Amphilinidea* в системе плоских червей. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, 26 : 9—38.
- Иванов А. В. 1952. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835 и положение *Udonellida* в системе плоских червей. Паразитолог. сб. Зоол. инст. АН СССР, 14 : 112—163.
- Иванов А. В. и Мамкаев Ю. В. 1973. Ресничные черви (Turbellaria), их происхождение и эволюция. Изд. «Наука», Л. : 1—221.
- Котикова Е. А. 1967. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей. Паразитолог., 1 (1) : 79—81.
- Котикова Е. А. 1971. Сравнительно-анатомическое исследование нервного аппарата плоских червей (Plathelminthes). Автореф. канд. дисс., Л. : 1—21.
- Тимофеева Т. А. 1975. Об эволюции и филогении аспидогастрид. Паразитолог., 9 (2) : 105—111.
- Baer J. G. et Euzet L. 1961. Classe de Monogènes. Traité de Zool., 4 (1) : 243—325.
- Causey D. 1961. The site of *Udonella caligorum* (Trematoda) upon parasitic copepod hosts. Amer. Midl. Nat., 66 : 314—318.
- Haswell W. A. 1893. A monograph of the Temnocephala. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Macleay mem. : 93—153.
- Joyeux Ch. et Baer J. G. 1961. Classe des Cestodaires. Traité de Zool., 4 (1) : 327—346.
- Llewellyn J. 1965. The evolution of parasitic plathelminths. Third sympos. Brit. Soc. Parasitolog. : 47—78.
- Merton H. 1914. Beiträge zur Anatomie und Histologie vom Temnocephala. Abhandl. Senck. Naturforsch., 35 (1) : 1—58.
- Schell S. C. 1972. The early development of *Udonella caligorum* Johnston, 1835 (Trematoda: Monogenea). Journ. Parasitolog., 58 (6) : 1119—1121.
- Sproston N. G. 1946. A synopsis of the monogenetic Trematodes. Trans. Zool. Soc. London, 25 : 185—600.
- Van der Land J. 1967. Remarks on the subclass *Udonellida* (Monogenea), with description of a new species. Zool. Med., 42 (8) : 67—81.
- Wacke R. 1903. Beiträge zur Kenntnis der Temnocephalen. Zool. Jahrb., Suppl. Bd. 6 : 1—116.
- Yamaguti S. 1958. Trematodes of fishes. 12. Studies on the helminth fauna of Japan. Publ. Seto Mar. Biol. Lab., 7 : 53—88.

THE NERVOUS SYSTEM OF UDONELLA CALIGORUM JOHNSON (TURBELLARIA UDONELLIDA)

A. P. Pugovkin, Yu. S. Minichev, T. A. Timofeeva

S U M M A R Y

The anatomy of the nervous system of *Udonella caligorum* is described. The nervous system is represented by orthogon, three pairs of longitudinal stems, transverse commissures and nerve plexus. Neurons are small in number and have an invariable arrangement. The characters of the nervous system as well as of the other systems suggest the phylogenetic affinity of *Udonellida* and *Temnocephalida*.